

Zur systematischen Untergliederung der Gattung *Gorilla* anhand von Untersuchungen der Mandibel

Von C. VOGEL¹

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel
Direktor: Prof. Dr. Adolf Remane

Eingang des Ms. 2. 2. 1961

Im Rahmen einer umfassenden Bearbeitung der Mandibeln rezenter Hominoidea ergaben sich u. a. einige bemerkenswerte Unterschiede innerhalb der Gattung *Gorilla*, die, wie mir scheint, von systematischem Interesse sind. Selbstverständlich kann die Untersuchung eines Organ- bzw. Skeletteiles für sich nicht den Anspruch auf Vollständigkeit erheben, solange nicht zumindest die Möglichkeit besteht, von anderer Seite her Hinweise auf die Richtigkeit der Folgerungen heranzuziehen. Ich glaube, daß diese Forderung für unsere Ergebnisse erfüllt ist. Die Untersuchung basiert auf einem Material von 102 Gorillaschädeln, von denen uns in diesem Falle nur die Mandibeln der 84 adulten Exemplare interessieren sollen. Als „adult“ fassen wir hier alle Individuen zusammen, deren M_3 voll durchgebrochen ist und die Kronenhöhe der übrigen Molaren erreicht hat.

Am Schädel der Primaten muß man immer mit einer erstaunlich großen individuellen Variabilität rechnen, und so habe ich versucht, die entscheidenden Fakten statistisch exakt abzusichern. Das ist natürlich nur für metrische Befunde durchführbar, von den weiteren morphologischen Beobachtungen teile ich hier nur diejenigen mit, welche besonders augenfällig sind und mit Einschränkungen zur Diagnose der Formen herangezogen werden können.

Innerhalb der Gattung *Gorilla* ist eine stattliche Reihe von Arten bzw. Rassen beschrieben worden, es sei nur an die Arbeiten und Mitteilungen von MATSCHIE (1903, 1904, 1905 und 1914), ROTHSCHILD (1908), ELLIOT (1912), SCHWARZ (1927 und 1928), und COOLIDGE jr. (1929) erinnert. Die Aufstellung dieser Arten und Rassen erfolgte vorwiegend nach Merkmalen der Behaarung, Färbung oder vereinzelter Schädel, meistens ohne ausreichende Kenntnis der individuellen Variationsbreite. Sie wurden später zum großen Teile wieder eingezogen. Neuerdings scheint sich allgemein die Auffassung durchgesetzt zu haben, daß nur zwei Formen klar voneinander zu trennen seien: der westafrikanische „Tieflandgorilla“ („Coastgorilla“), besser „West-Gorilla“ und der ostafrikanische „Berggorilla“, richtiger „Ost-Gorilla“ (vgl. auch FIEDLERS Beitrag in „Primatologia“, 1956). Eine eindeutige Entscheidung, ob es sich dabei um Arten oder um geographische Rassen handelt, ist kaum möglich. Beide Gruppen leben räumlich getrennt. Ost- und West-Gorilla zeigen eine ganze Reihe unterschiedlicher Merkmale in Körperbau und Schädel (siehe hierzu COOLIDGE jr. 1929 und A. H. SCHULTZ 1934), zu welchen wir noch einige weitere am Unterkiefer hinzufügen können.

¹ Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Der Ost-Gorilla besitzt allgemein etwas größere Unterkiefer als der West-Gorilla. Diese Größenverschiedenheit äußert sich — wie an der Mandibel die Regel — vor allem in den Längen- und Höhenmaßen, weniger aber in der Kieferbreite. Die Tabelle I demonstriert diese Unterschiede an einigen wichtigen Maßen. Ein Blick auf die Zahlen zeigt, daß sich die Variationsbereiche aller Maße noch mehr oder weniger weit überschneiden. Dennoch werden die Unterschiede am Mittelwert und an der Häufigkeitsverteilung deutlich. Als Beispiel gebe ich die Häufigkeitsverteilung der Zahnbogenlängen von West- und Ost-Gorilla in graphischer Darstellung wieder (Abb. 1), welche wie Tabelle I außerdem den stark ausgeprägten Sexualdimorphismus demonstriert. Beide Formen zeigen eine zweigipfelige Kurve mit einer weiblichen und einer männlichen Spitze, wobei die Geschlechter beim Ostafrikaner schärfer getrennt

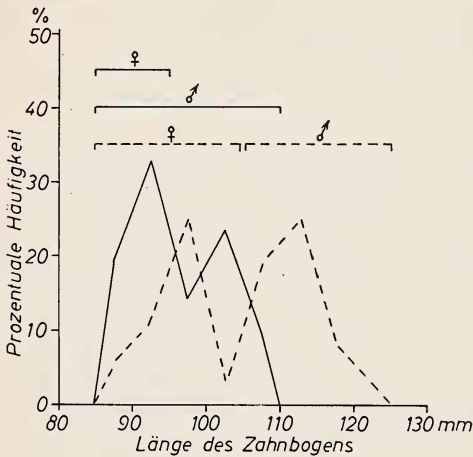


Abb. 1. Häufigkeitskurve der Zahnbogenlänge.
—— West-Gorilla; ---- Ost-Gorilla

sind als beim Westafrikaner. Die Gipfel beider Gruppen stehen deutlich „auf Lücke“, die Ost-Gorillas gegenüber der westlichen Form jeweils nach rechts verschoben. Der Unterschied in der Zahnbogenlänge zwischen Ost- und Westafrikanern ist bei den Männchen größer als bei den Weibchen, was übrigens für viele Maße zutrifft.

Ein allgemeiner Vergleich der Proportionen der einzelnen Unterkieferabschnitte zwischen Ost- und West-Gorillas wird aus dem Grunde wenig ergiebig, weil es sich bei den Ostafrikanern nicht um eine einheitliche Gruppe handelt, sondern, wie wir später zeigen werden, um zwei in ihren gegenseitigen Größenverhältnissen recht unterschiedliche Formtypen. Erwähnung verdient jedoch, daß die leichte

Größensteigerung, welche den Schädel des Ost-Gorillas gegenüber dem West-Gorilla auszeichnet, nicht unbedingt korreliert ist mit einer relativen Verlängerung des Kiefers in Beziehung zur bikondylären Breite.

Tabelle I

Maßbezeichnung		♂		♀	
		Variationsbreite	Mittel	Mittel	Variationsbreite
1. Kieferlänge in der Mediansagittalen	West-Gorilla	152,0—185,0	166,5	139,5	130,0—150,5
	Ost-Gorilla	164,0—199,0	184,5	151,5	137,5—166,0
2. Bikondyläre Breite	West-Gorilla	128,0—156,0	141,5	122,0	115,0—130,0
	Ost-Gorilla	134,5—166,5	147,0	128,5	116,0—137,5
3. Senkr. hintere Asthöhe	West-Gorilla	87,5—117,0	103,0	92,5	82,0—101,0
	Ost-Gorilla	102,5—141,0	119,5	100,0	86,5—116,0
4. Kleinste Astbreite	West-Gorilla	58,0—74,0	67,0	52,0	48,0—58,0
	Ost-Gorilla	60,0—83,0	74,0	58,5	56,0—63,0
5. Alveolarbogenbreite bei M ₁	West-Gorilla	52,0—67,5	60,0	54,0	48,5—56,5
	Ost-Gorilla	60,5—71,0	65,5	59,5	55,0—63,5
6. Zahnbogenlänge in der Median-sagittalen	West-Gorilla	89,0—107,0	98,5	88,5	86,0—91,0
	Ost-Gorilla	105,5—122,0	112,0	95,5	88,0—100,0

Einige morphologische Besonderheiten der Mandibeln von Ost- und West-Gorilla sollen noch angeführt werden.

1. Beim westafrikanischen Gorilla findet man häufig den Canin labial von der P₁-Vorderwurzel überschoben, so daß der vorderste Gebißanteil von vorne her ein wenig zwischen die 1. Praemolaren hineingeschoben wirkt. Beim Ost-Gorilla ist das nicht der Fall, die Zähne scheinen mehr Raum zur Verfügung zu haben, die Eckzähne und ihre Wurzeljuga sind noch kräftiger entwickelt als bei der westlichen Form.

2. Das Foramen mentale ist beim ostafrikanischen Gorilla wesentlich häufiger geteilt als beim Westafrikaner. Das Blockdiagramm (Abb. 2) macht diesen Unterschied in seinem starken Ausmaß deutlich. 69 % Ostafrikaner mit geteiltem Foramen stehen 7,3 % der Westafrikaner gegenüber. Der Ost-Gorilla ist damit übrigens der einzige Hominoide, dessen Foramen mentale häufiger vervielfacht ist als einfach (siehe VOGEL, 1960). Beim West-Gorilla handelt es sich zudem innerhalb meines Materiales höchstens um eine Verdopplung des Foramen, während ich beim ostafrikanischen Gorilla bis zu 5 Gefäßöffnungen auf jeder Seite fand.

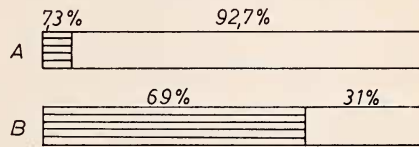


Abb. 2. Prozentuale Häufigkeit geteilter oder vervielfachter Foramina mentalia (schraffiert).

A = West-Gorilla (n = 41)
B = Ost-Gorilla (n = 42)

3. Das Foramen mentale liegt an den Zähnen orientiert beim Westafrikaner weiter hinten als beim Ostafrikaner. Die graphische Darstellung (Abb. 3) zeigt die Verschiedenartigkeit der Lage. Der Kurvengipfel des Ostgorillas ist in der Richtebene des ersten Praemolaren situiert, derjenige des Westgorillas in der Richtebene des zweiten Praemolaren. Beim Ostafrikaner öffnet sich das Foramen bisweilen unmittelbar hinter der Transversalebene des Eckzahnes, beim Westafrikaner ist die Richtebene des P₁

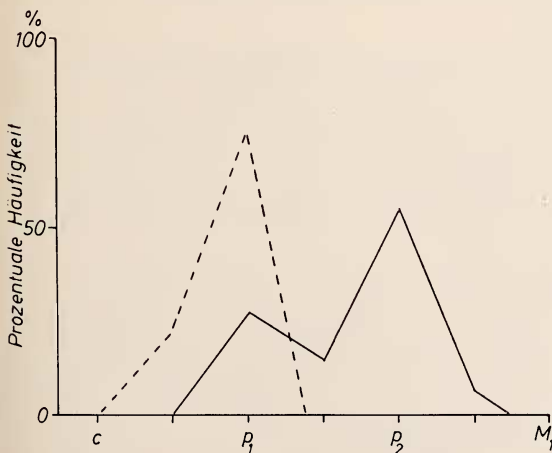


Abb. 3. Lage des Foramen mentale an den Zähnen orientiert

der vorderste Ort. Demgegenüber kann das Foramen bei letzterem bis eben vor den ersten Molaren zurückverlegt sein. Bei Vervielfachung des Foramen mentale ist entweder die größte Öffnung oder der Ort gewertet worden, um den sich die Foramina gruppieren. Bei dem abgebildeten Diagramm darf der Sattel im Bereich des Zwischenraumes zwischen P₁ und P₂ beim westafrikanischen Gorilla nicht irritieren: die geringere prozentuale Häufigkeit in diesem Bereich erklärt sich allein dadurch, daß die entsprechende Zone wesentlich schmaler ist als die Flächen unterhalb der Praemolaren und damit die Wahrscheinlichkeit einer Lagerung des Foramen mentale gerade in dieser Zone erheblich geringer ist.

4. Beim westafrikanischen Gorilla findet man fast regelmäßig eine deutliche linguale Symphysengrube (Fossa genioglossi TOLDT, 1915). Demgegenüber fehlt die Mul-

dung bei männlichen Ostafrikanern häufig vollkommen. Diese Erscheinung ist auf die Männchen beschränkt. Unter meinem Material waren 33,3 % der Ostafrikaner ohne eine linguale Symphysengrube, bei den Westafrikanern jedoch nur 5,9 %.

Selbst am isolierten Unterkiefer läßt sich also bei einiger Erfahrung ein westafrikanischer von einem ostafrikanischen Gorilla unterscheiden. Unter den eingangs erwähnten Vorbehalten behandle ich sie nomenklatorisch als Arten und trenne die westafrikanische Form als *Gorilla gorilla* (SAVAGE und WYMAN, 1847) von der ostafrikanischen *Gorilla beringei* (MATSCHIE, 1903).

Der West-Gorilla (*Gorilla gorilla* SAVAGE und WYMAN, 1847)

Mein Material westafrikanischer Gorilla-Mandibeln ($n = 41$) ließ keine weitere Untergliederung zu. Auffallend ist die große individuelle Variabilität und weite Streuung der Merkmale, so daß man aus dem gleichen Verbreitungsgebiet die unterschiedlichsten Kiefortypen nebeneinanderstellen kann. Leider befand sich unter meinem Material nur eine Mandibel aus dem Cross-River-Gebiet, also jener Form, die MATSCHIE 1904 als *Gorilla diebli* beschrieb. COOLIDGE jr. (1929) glaubte immerhin einige signifikante Merkmale dieser Gruppe gefunden zu haben, die seiner Meinung nach jedoch nicht ausreichten, ihr den Rang einer Subspecies zu geben. Wir müssen uns wegen Materialmangels eines Urteiles enthalten. Es sei aber vermerkt, daß jenes untersuchte Exemplar in keinem Maß oder Merkmal aus dem Variationsbereich der übrigen West-Gorillas herausfiel. Das weitgehend zusammenhängende Verbreitungsgebiet scheint eine Aufteilung in lokale Rassen verhindert zu haben, so daß wir es wohl nur mit einer Form, *Gorilla gorilla gorilla* zu tun haben.

Der Ost-Gorilla (*Gorilla beringei* MATSCHIE, 1903)

Im Gegensatz zum West-Gorilla zerfiel unser Material ostafrikanischer Gorillas von Beginn der Untersuchung an in zwei verschiedenartige Gruppen. Diese waren in der Regel schon auf den ersten Blick zu unterscheiden. Die eine umfaßt ein wenig längere Kiefer mit niedrigem Ramus ascendens — ich bezeichne sie als *Gorilla beringei graueri*. Die andere besitzt kürzer wirkende Mandibeln mit hohem Ast; diese Form nenne ich *Gorilla beringei beringei*. Die Abbildungen 4 und 5 zeigen jeweils typische, jedoch keineswegs extreme Exemplare, deren Vergleich sofort die Verschiedenartigkeit erkennen läßt.

Es gibt eine ganze Reihe unterschiedlicher Merkmale an den Mandibeln beider Gruppen. In Tabelle II sind einige metrische Unterschiede zunächst nur durch Angabe des arithmetischen Mittels und der Variationsbreite zusammengestellt. Auffallend ist, daß sich in sehr vielen Maßen die Weibchen deutlicher unterscheiden als die Männchen (Spalten 2, 3, 4, 5 und 8 der Tabelle II). Nur in der Kieferlänge (Spalte 1 der Tabelle II) verhalten sich die Männchen signifikanter (siehe unten).

Für die entscheidenden Maße ist eine Signifikanzanalyse nach STUDENT durchgeführt worden. Der angeführte Unterschied der Mittelwerte bei der Kieferlänge der Männchen von *Gorilla beringei beringei* und *Gorilla beringei graueri* ist mit 95 % Wahrscheinlichkeit abgesichert (errechneter t -Wert = 2,43; t -Grenzwert bei 5 % Signifikanzgrenze = 2,09). Demgegenüber konnte der angegebene Unterschied bei den Weibchen nur mit 50 % Wahrscheinlichkeit gesichert werden, was unseren Anforderungen natürlich nicht genügt.

Die Asthöhe ist bei der *graueri*-Form absolut und relativ (siehe unten) kleiner als

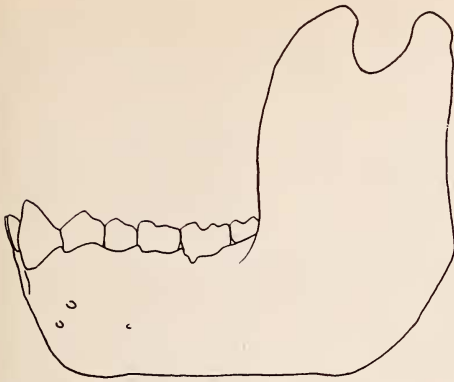


Abb. 4. Unterkiefer eines männlichen *Gorilla beringei beringei*²

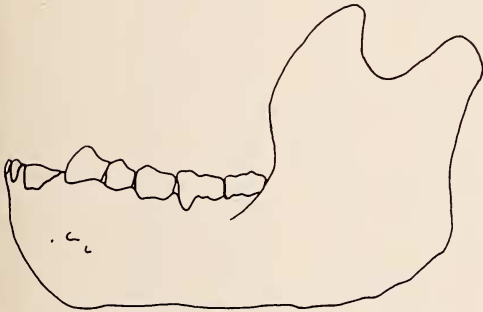


Abb. 5. Unterkiefer eines männlichen *Gorilla beringei graueri*²

Wahrscheinlichkeit signifikant verschieden vom Mittelwert der weiblichen *Gorilla beringei graueri* (errechneter t -Wert = 2,25; t -Grenzwert bei 5% Signifikanzgrenze = 2,15). Die Männchen von *Gorilla beringei graueri* gleichen diesen Unterschied durch die Erhöhung ihres freien Kronfortsatzes fast ganz aus (zu den angeführten Maßen vgl. auch die Abbildungen 6 und 7).

Weiterhin sind einige beachtliche Proportionsunterschiede beider Gruppen festzustellen. Wir prüfen die relativen Größenverhältnisse zunächst mit der gebräuchlichen Methode der Indices. Folgende Indices wiesen Unterschiede auf: der Längen-

Breitenindex ($\frac{\text{bikondyläre Breite} \times 100}{\text{Kieferlänge}}$), der Längen-Höhenindex

($\frac{\text{senkrechte hintere Asthöhe} \times 100}{\text{Kiefernlänge}}$), der Höhen-Breitenindex des Ramus ascendens

($\frac{\text{kleinste Astbreite} \times 100}{\text{hintere Asthöhe}}$), der Höhenindex des Ramus ascendens

($\frac{\text{vordere Asthöhe} \times 100}{\text{hintere Asthöhe}}$) und der Höhen-Breitenindex des Corpus mandibulae

($\frac{\text{Kieferbreite bei den Canini} \times 100}{\text{Symphysenlänge}}$)

bei *Gorilla beringei beringei*. Dies wird besonders deutlich an der hinteren Asthöhe (Kondylenhöhe), jedoch auch an der kleinsten Asthöhe, welche vom tiefsten Punkt der Incisura mandibulae gemessen wird. Im Bereich der vorderen Asthöhe wird die genannte Differenz annähernd durch den höheren, freien Kronfortsatz von *Gorilla beringei graueri* wieder ausgeglichen. Der aufgeführte Unterschied in der hinteren Asthöhe der Weibchen von *Gorilla beringei beringei* und *Gorilla beringei graueri* ist mit mehr als 99% Wahrscheinlichkeit signifikant (errechneter t -Wert = 4,08; t -Grenzwert bei 1% Signifikanzgrenze = 2,98), derjenige der senkrechten hinteren Asthöhe sogar mit weit über 99,9% (errechneter t -Wert = 7,36; t -Grenzwert bei 0,1% Signifikanzgrenze = 4,14)! Für die Männchen kann die Differenz im gleichen Maß mit mehr als 95% Wahrscheinlichkeit abgesichert werden (errechneter t -Wert = 2,43; t -Grenzwert bei 5% Signifikanzgrenze = 2,09). Bei der vorderen Asthöhe ist der angegebene Mittelwert von *Gorilla beringei beringei*-Weibchen mit 95%

² Den Anthropologen dürfte beim Vergleich beider Kiefer im Hinblick auf die Hominiidae interessieren, daß selbst im Bereich von Subspecies derartige Unterschiede in der Höhe des Ramus ascendens auftreten können.

Tabelle II

Maßbezeichnung		Geschl.	Variationsbreite	Mittel
1. Kieferlänge	<i>Gor. ber. ber.</i>	+OC ₃ +OC ₃	167,0 — 198,5	181,0
			137,5 — 166,0	149,0
	<i>Gor. ber. graueri</i>		175,0 — 199,0	187,5
			140,0 — 161,0	151,5
2. Hintere Asthöhe	<i>Gor. ber. ber.</i>		118,0 — 148,5	139,0
			117,0 — 127,0	121,0
	<i>Gor. ber. graueri</i>		119,0 — 134,5	127,0
			100,0 — 116,0	107,0
3. Vordere Asthöhe	<i>Gor. ber. ber.</i>		109,0 — 144,5	130,5
			101,0 — 125,0	110,0
	<i>Gor. ber. graueri</i>		117,0 — 138,5	127,0
			93,0 — 110,0	102,5
4. Senkrechte hintere Asthöhe	<i>Gor. ber. ber.</i>		102,5 — 141,5	125,0
			103,0 — 116,0	102,5
	<i>Gor. ber. graueri</i>		106,0 — 125,0	114,5
			86,5 — 101,0	92,5
5. Senkrechte kleinste Asthöhe	<i>Gor. ber. ber.</i>	86,5 — 118,5	104,0	
		86,0 — 100,0	93,0	
	<i>Gor. ber. graueri</i>	93,5 — 105,5	99,5	
		75,0 — 86,0	80,5	
6. Winkel zwischen hinterer Ramus tangente und Kron- fortsatz tangente	<i>Gor. ber. ber.</i>	76,0° — 95,0°	85,0°	
		74,0° — 89,5°	80,0°	
	<i>Gor. ber. graueri</i>	89,5° — 119,0°	98,2°	
		84,0° — 108,0°	94,0°	
7. Kieferschenkelwinkel	<i>Gor. ber. ber.</i>	46,0° — 53,0°	49,0°	
		47,0° — 57,5°	52,0°	
	<i>Gor. ber. graueri</i>	41,5° — 49,0°	44,5°	
		43,5° — 51,0°	47,5°	
8. Symphysenneigungswinkel (zur Alveolarebene)	<i>Gor. ber. ber.</i>	43,5° — 57,5°	52,0°	
		52,0° — 59,5°	57,0°	
	<i>Gor. ber. graueri</i>	44,0° — 54,0°	49,0°	
		45,0° — 52,0°	49,5°	

Die aufgezählten Indices sind in Tabelle III zusammengestellt. Am deutlichsten unterscheiden sich die Variationsbreiten des Längen-Höhenindex. Beim Höhenindex des Ramus ascendens ist bemerkenswert, daß kein einziger *Gorilla beringei beringei* den Wert 100 erreicht, wohingegen dieser Wert von *Gorilla beringei graueri* häufig überschritten wird, vor allem von männlichen Exemplaren (36,4 % meines Materiales).

Es muß die Frage gestellt werden, ob diese Unterschiede größenbedingt sind. Die

Tabelle III

Index-Bezeichnung		Variationsbreite	Mittel
1. Längen-Breitenindex	<i>Gor. ber. beringei</i>	78,2—101,5	85,9
	<i>Gor. ber. graueri</i>	71,4— 89,5	79,6
2. Längen-Höhenindex	<i>Gor. ber. beringei</i>	62,5— 84,1	71,4
	<i>Gor. ber. graueri</i>	54,3— 66,1	60,7
3. Höhen-Breitenindex des Ramus ascendens	<i>Gor. ber. beringei</i>	44,9— 58,0	51,3
	<i>Gor. ber. graueri</i>	50,0— 62,2	56,7
4. Höhenindex des Ramus ascendens	<i>Gor. ber. beringei</i>	85,3— 98,3	92,7
	<i>Gor. ber. graueri</i>	88,3—107,6	98,1
5. Höhen-Breitenindex des Corpus mandibulae	<i>Gor. ber. beringei</i>	74,5—100,7	89,2
	<i>Gor. ber. graueri</i>	72,2— 94,2	82,9

Gesamtgröße der Schädel von *Gorilla beringei beringei* und *Gorilla beringei graueri* ist nicht wesentlich verschieden, jedenfalls nicht in dem Maße wie die absoluten und relativen Größenverhältnisse einzelner Abschnitte der Kiefer. Gleich große Mandibeln beider Formen zeigen unterschiedliche Proportionen. Es bleibt noch zu prüfen, wieweit und in welcher Form überhaupt korrelative Bindungen einzelner Größen (Maße) aneinander vorhanden sind. Ein Index gibt hierüber keine Auskunft. Wir werden gleich sehen, daß sich auch in dieser Hinsicht beide Gruppen verschieden verhalten. Zur Beantwortung der angeschnittenen Frage habe ich für verdächtige Proportionen Korrelationsanalysen durchgeführt. Es ließ sich an unserem Material keine feste korrelative Bindung von Unterkieferlänge und Asthöhe feststellen, der errechnete Korrelationskoeffizient lag nur bei 0,0307! Ebenso wenig besteht eine brauchbare Korrelation zwischen Kieferlänge und Kieferbreite (Kondylenbreite). Für die zwei zur Unterscheidung beider Gruppen wichtigsten Größenverhältnisse ließen sich dagegen (wenigstens für die Männchen) gut abgesicherte Regressionsgeraden konstruieren (s. Abb. 6 und 7).

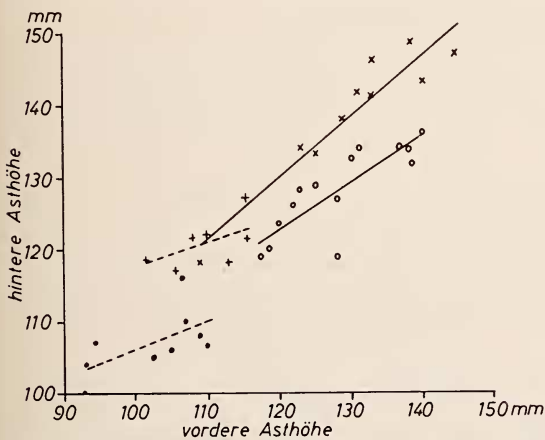


Abb. 6. Regressionsgeraden für die Korrelation von hinterer und vorderer Höhe des Ramus ascendens.

- × = männliche *Gorilla beringei beringei*
- + = weibliche *Gorilla beringei beringei*
- = männliche *Gorilla beringei graueri*
- = weibliche *Gorilla beringei graueri*

— = Geraden der Männchen
 - - - = Geraden der Weibchen

weitere Erläuterungen sowie statistische Daten im Text

Abb. 6 zeigt die Regressionsgeraden der Männchen von *Gorilla beringei beringei* und *Gorilla beringei graueri* für das Verhältnis von vorderer und hinterer Asthöhe in die Punktescharen eingezeichnet. Beide sind mit 99,9% Wahrscheinlichkeit hochgradig abgesichert (*Gorilla beringei beringei*: Korrelationskoeffizient = 0,8796, Zufallshöchstwert für die Sicherheitsgrenze 0,1% = 0,8720; *Gorilla beringei graueri*: Korrelationskoeffizient = 0,8242; Zufallshöchstwert für Sicherheitsgrenze 0,1% = 0,7797)! Der Verlauf beider Geraden lehrt, daß bei einer Größensteigerung des Ramus ascendens die vordere Asthöhe etwas schneller gewinnt als die hintere. Die Differenz tritt bei *Gorilla beringei graueri* stärker in Erscheinung

als bei *Gorilla beringei beringei*, was durch die beiden Regressionskoeffizienten – sie geben die Steigungen der Geraden an – demonstriert wird. Der Regressionskoeffizient für *Gorilla beringei beringei* beträgt 0,8397; derjenige für *Gorilla beringei graueri* 0,6137. Es ist schon mehrfach darauf hingewiesen worden, daß der freie Kronfortsatz von *Gorilla beringei graueri* relativ höher ist als derjenige von *Gorilla beringei beringei* (vgl. auch Tabelle II, Spalte 6). Die Geraden der Weibchen sind nur gestrichelt eingezeichnet worden, da diejenige von *Gorilla beringei graueri* nur mit 90% Wahrscheinlichkeit, die von *Gorilla beringei beringei* nur mit etwas über 80% Wahrscheinlichkeit abgesichert werden konnte. Immerhin scheint mir aus der wesentlich flacheren Steigung der weiblichen Geraden – selbst wenn sich der exakte Regressionskoeffizient bei größerem Material ein wenig verändern sollte – der Schluß erlaubt, daß die Geraden der Weibchen nicht als Verlängerung der männlichen Geraden aufgefaßt werden dürfen. Der Sexualdimorphismus ist zumindest in diesem Merkmal kein einfaches Korrelat der Größenverschiedenheit beider Geschlechter. Auf den verschiedenen Grö-

ßenstufen scheinen andere funktionelle Voraussetzungen für die Größenverhältnisse des Ramus ascendens gegeben, vorwiegend wohl im Zusammenhang mit den Muskelansätzen. Bei der Unterscheidung beider Formtypen des ostafrikanischen Gorillas interessiert uns besonders, daß beide Gruppen nicht nur im Steigungswinkel ihrer Regressionsgeraden signifikant differieren, sondern auch in der Lage der Geraden sehr verschieden sind. Das bedeutet, daß ein *Gorilla beringei beringei* mit gleich großer vorderer Asthöhe wie ein Exemplar von *Gorilla beringei graueri* immer eine größere Kondylenhöhe besitzt.

Abb. 7 zeigt die Regressionsgeraden der männlichen Individuen für das Verhältnis von hinterer Asthöhe zu (kleinster) Astbreite. Beide Geraden sind mit weit über 95 % Wahrscheinlichkeit abgesichert. Für *Gorilla beringei beringei* beträgt der Korrelationskoeffizient 0,7948, der Zufallshöchstwert für die Sicherheitsgrenze 5 % aber nur 0,6676; bei *Gorilla beringei graueri* heißt der Korrelationskoeffizient 0,6200, der Zufallshöchstwert für die Sicherheitsgrenze 5 % nur 0,5330.

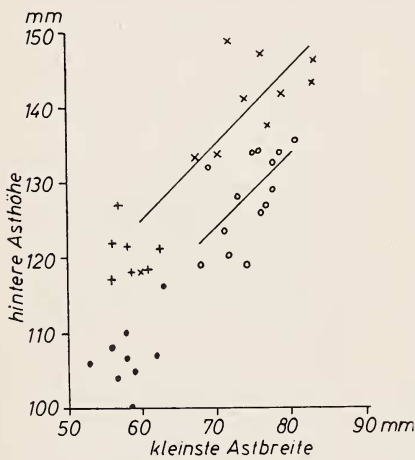


Abb. 7. Regressionsgeraden für die Korrelation von hinterer Asthöhe und kleinster Astbreite. — Zeichen wie in Abb. 6. — Weitere Erläuterungen sowie statistische Daten im Text

Die Geraden demonstrieren, daß Asthöhe und Astbreite annähernd im gleichen gegenseitigen Verhältnis („isometrisch“) zunehmen. Die beiden Regressionskoeffizienten liegen dicht am Wert 1, der einer Geradensteigung von 45° entspricht (*Gorilla beringei beringei*: Regressionskoeffizient = 0,9985; *Gorilla beringei graueri*: Regressionskoeffizient = 0,9837). Ist die Steigung beider Geraden auch sehr ähnlich, so sind sie doch lagemäßig durch einen weiten „Sprung“ getrennt. Das bedeutet in unserem Falle, daß die hintere Asthöhe von *Gorilla beringei beringei* im Verhältnis zur Astbreite, welche bei beiden Formen nicht wesentlich differiert, immer deutlich höher ist als bei *Gorilla beringei graueri*. Für die Weibchen konnten mit meinem Material keine abgesicherten Geraden konstruiert werden, der letztgenannte Unterschied ist jedoch aus der gut getrennten Lage der Punktescharen

auch bei den Weibchen klar abzulesen, wir haben außerdem bereits weiter oben mitgeteilt, daß der Unterschied in der hinteren Asthöhe mit mehr als 99 % Wahrscheinlichkeit abgesichert ist. Auch im besprochenen Größenverhältnis des Ramus ascendens besitzen also *Gorilla beringei beringei* und *Gorilla beringei graueri* signifikant verschiedene Regressionsgeraden.

Ich möchte mit Nachdruck betonen, daß die abgebildeten Regressionsgeraden nicht mit ontogenetischen Geraden verwechselt werden dürfen. Die ontogenetischen Geraden verlaufen anders. Unsere Konstruktionen enthalten nur insofern eine minimale ontogenetische Wachstumskomponente, als die Mandibel nach vollendeter Zahnung, also im Erwachsenenalter in einigen Maßen noch um ein sehr Geringes zunehmen kann. Dieser Faktor fällt aber gegenüber der immer gegebenen individuellen Größenvariabilität innerhalb des adulten Stadiums kaum ins Gewicht.

Zum Abschluß der metrischen Untersuchung kann festgestellt werden, daß sich die Mandibeln der beiden ostafrikanischen *Gorilla*-Formen in einigen absoluten Maßen, relativen Größenverhältnissen und Korrelationen signifikant unterscheiden. Diese Unterschiede erstrecken sich vorwiegend auf den Ramus ascendens. Es ergeben sich

weiterhin einige morphologische Besonderheiten der beiden *Gorilla*-Gruppen, welche sich der metrischen Erfassung entziehen.

1. Die Zahl der „Schaukelkiefer“ ist bei *Gorilla beringei graueri* wesentlich geringer als bei *Gorilla beringei beringei*. Unter „Schaukelkiefer“ versteht man solche Kiefer, die bei ungestörter Gleichgewichtslage nur mit zwei Punkten (jederseits einem) die Unterlage berühren. Die genannten Punkte liegen in der Regel unterhalb des Molarenbereiches und bilden gemeinsam die „Drehachse“, um welche bei künstlicher Gewichtsverlagerung oder nach Anstoß das „Schaukeln“ erfolgt. In der Tabelle IV sind die prozentualen Häufigkeiten derartiger „Schaukelkiefer“ innerhalb meines daraufhin untersuchten Materials ($n = 39$ Ostafrikaner) zusammengestellt.

Der Unterschied ist deutlich, es sei außerdem auf den Sexualdimorphismus hingewiesen. Übrigens verhalten sich in dieser Beziehung die Mandibeln des West-Gorillas sehr ähnlich wie die von *Gorilla beringei beringei*. Ich ermittelte für den Westafrikaner folgende Zahlen: insgesamt 47,6 %, Männchen 37,5 %, Weibchen 80,0 %. Bei *Gorilla beringei graueri* sieht man dafür um so häufiger feststehende Mandibeln, welche mit der Symphysenregion und beiden Unterkieferwinkeln der Unterlage aufliegen.

2. Bei *Gorilla beringei beringei* wirkt der Zahnbogen etwas stärker zwischen die aufsteigenden Kieferäste hineingeschoben als bei *Gorilla beringei graueri*. Als Aus-

Tabelle IV

	Insgesamt	♂	♀
<i>Gorilla ber. beringei</i>	50,0 %	36,4 %	71,4 %
<i>Gorilla ber. graueri</i>	14,3 %	0,0 %	27,3 %

Tabelle V

M_3 zu $1/2$ oder mehr vom Astvorderrand verdeckt

	Insgesamt	♂	♀
<i>Gorilla ber. beringei</i>	55,6 %	36,4 %	85,7 %
<i>Gorilla ber. graueri</i>	14,3 %	0,0 %	27,3 %

druck für diese Erscheinung kann man folgendes Kennzeichen wählen: betrachtet man eine Mandibel von der Seite senkrecht zur Mediansagittalen, so ist der M_3 mehr oder weniger weit durch die vordere Kante des Ramus ascendens verdeckt. Man kann dann jene Fälle auszählen, bei denen die hintere Hälfte des 3. Molaren oder mehr dem Blick entzogen ist. Auf diese Weise erhielt ich für die beiden ostafrikanischen Formen die %-Zahlen der Tab. IV. Außer einem deutlichen Sexual-

dimorphismus ist auch der Gruppenunterschied nicht zu übersehen. Bei *Gorilla beringei graueri* kommt eine stärkere Überdeckung nur bei Weibchen vor, bei den Männchen sieht man den 3. Molaren sogar häufig ganz. Entsprechend diesem Befund ist auch der Zahnbogen im Verhältnis zur Kieferlänge bei *Gorilla beringei beringei* durchschnittlich etwas länger als bei *Gorilla beringei graueri* (Index-Mittel bei *Gorilla beringei beringei* = 63,7, bei *Gorilla beringei graueri* = 61,1, bei *Gorilla gorilla gorilla* = 60,2).

3. *Gorilla beringei graueri* zeichnet sich gegenüber *Gorilla beringei beringei* durch eine verhältnismäßig ebene Außenfläche des Ramus ascendens ohne stark modellierte Reliefstrukturen aus. Der Winkelrand ist weniger evertiert als bei *Gorilla beringei beringei*.

4. Eine Spina auf dem Torus transversus inferior der lingualen Symphysenseite, gebildet aus der Mittelleiste zwischen den paarigen Ursprungsmarken des M . geniohyoideus tritt bei *Gorilla beringei beringei* verhältnismäßig selten (16,1 %), bei *Gorilla beringei graueri* dagegen durchaus häufig (76,2 %) in Erscheinung.

5. Nur bei *Gorilla beringei beringei* – hier allerdings auch nur bei 3 männlichen Exemplaren – fand ich eine vollkommen einheitliche Verschmelzung von Torus transversus superior und Torus transversus inferior an der lingualen Symphysenfläche. Vom

Bereich oberhalb der Gefäßöffnungen beginnt eine etwa gleichmäßige, nach hinten konvexe Krümmung der Profilkurve. In die große einheitliche Abwölbung sind die Regionen beider Tori transversi und diejenige der lingualeen Symphysengrube einbezogen, die in diesen Fällen natürlich fehlt.

Alle geschilderten Unterschiede und Eigenheiten legten aus morphologischen Gründen eine Aufteilung des ostafrikanischen *Gorilla*-Materials in zwei Gruppen nahe. Da es sich weder um Alters- noch Geschlechtsunterschiede handelt, wird man zunächst die geographische Verbreitung beider Gruppen prüfen.

Die von mir als *Gorilla beringei beringei* bezeichnete Gruppe umfaßt 17 erwachsene Exemplare mit einigermaßen genauer Fundortangabe. Es handelt sich um Bewohner der Birunga-Vulkane (auch Virunga- oder Kirunga-Vulkane), im einzelnen vom Mt. Mikeno (10 Individuen), vom Karasimbi (auch Karisimbi) (3 Individuen) und vom Mt. Sabinio (2 Individuen). Weitere 2 Exemplare tragen die Ortsangaben „Rumangabo“ und „Alimbongo“, beides ebenfalls im Parc National Albert gelegen. Die genannte Vulkankette liegt nordöstlich des Kivu-Sees (vgl. Abb. 8). Ich bezeichne diese Gorillagruppe als „Vulkanform“.

Die zweite Gruppe, welche ich im Vorangegangenen *Gorilla beringei graueri* genannt habe, stammt aus dem Raume nordwestlich des Tanganjika-Sees. Es handelt sich um 21 Individuen mit einigermaßen genauer Fundortangabe: Baraka (10 Exemplare), Fizi (2 Exemplare), Forêt de Sibatwa (1 Exemplar), Reg. de Lubongola (1 Exemplar) und Forêt de Maniema (7 Exemplare).

Nun befinden sich im untersuchten Material vier weitere Mandibeln männlicher Ostafrikaner, deren Heimat weiter nördlich gelegen ist, nämlich westlich des Kivu-

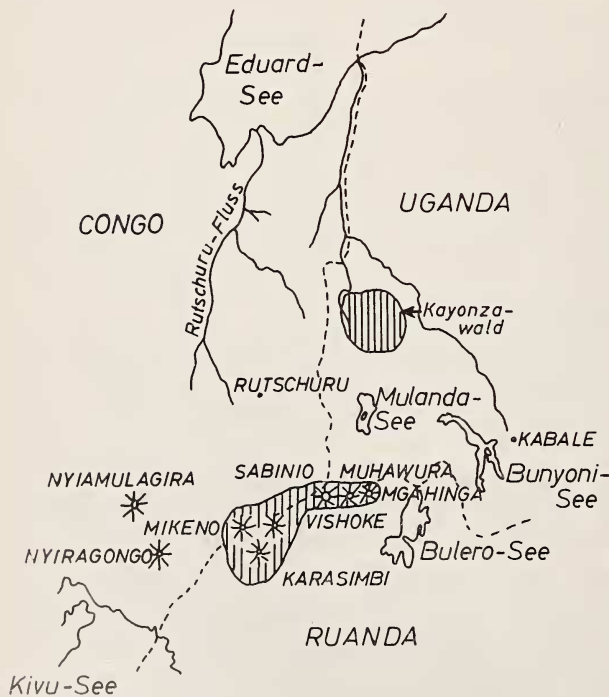


Abb. 8. Wohngebiet der „Vulkanform“ (*Gorilla beringei beringei*) schraffiert eingezeichnet (nach BLOWER, 1956)

und westlich des Edward-Sees: Masi (zwischen Walikale und Kivu-See), Lubutu und Kima. (Dist. Stanleyville). Diese Exemplare gehören zu jener Form, die SCHWARZ (1927) als *Gorilla gorilla rex-pygmaeorum* beschrieben hat. Nach meinen Untersuchungen ergeben sich am Unterkiefer keinerlei Unterschiede dieser Form gegenüber *Gorilla beringei graueri*. Es scheint auch bei Eintragung aller Fundorte (vgl. auch SCHWARZ, 1928) auf einer Karte keine geographische Trennung zu bestehen. COLLIDGE jr. (1929) schreibt, daß „no natural barriers divide them.“ Da keine Unterschiede festzustellen sind, fassen wir alle Gorillas, welche westlich der Seenkette die bewaldeten Hügel des östlichen, ehe-

maligen Belgisch-Kongo bewohnen, unter dem Namen *Gorilla beringei graueri* MATSCHIE, 1914) zusammen und stellen sie der „Vulkanform“, *Gorilla beringei beringei* (MATSCHIE, 1903) gegenüber.

Es erhebt sich nun die Frage, ob zwischen *Gorilla beringei beringei* und *Gorilla beringei graueri* eine Verbreitungsschranke besteht, welche die Verschiedenartigkeit durch Isolation verständlicher machen könnte. DERSCHIED (1927) erörtert die auffallende Tatsache, daß die westlichen Vulkane, der Nyiamulagira und der Nyiragongo (vgl. Abb. 8), welche geeignet wären, eine Verbindung herzustellen, nicht von Gorillas bewohnt werden. Die Abwesenheit der Gorillas führt auf die Aktivität der beiden genannten Vulkane zurück. COOLIDGE jr. (1929) ließ die Frage nach der Isolation offen. Ob die Vulkanbewohner von den übrigen ostafrikanischen Gorillas völlig isoliert sind, schreibt der Autor „is doubtful and has not yet been established“. In einer neueren Untersuchung hat nun BLOWER (1956) die von DERSCHIED angenommene Isolation der Vulkanform bestätigt. Auf einer Karte (siehe Abb. 8) zeichnete er das Wohngebiet ein. Die Birunga-Vulkane bilden ein in sich vollkommen abgeschlossenes Areal. Nach Westen existiert keine Verbindung zu den anderen Ost-Gorillas, die Vulkane Nyiragongo und Nyiamulagira werden nicht bewohnt, da sie noch aktiv sind. BLOWER gibt übrigens als weiteres ganz isoliertes Areal den Kayonza-Wald an (siehe Abb. 8), von dem mir leider kein Material vorlag. SCHÄFER (1960) berichtete neuerdings ebenfalls, daß man innerhalb der Ostafrikaner „zwischen zwei Gorillapopulationen unterscheiden muß, die auch in ihrer Lebensweise beträchtlich voneinander abweichen“. Er meint gleicherweise die Vulkanbewohner und die Ost-Gorillas der „flachwelligen Hügellandschaft der Provinzen Kivu und Orientale“.

Somit ist eine räumliche Trennung der beiden östlichen Gorilla-Formen gegeben, die wir morphologisch nach Untersuchungen an der Mandibel eindeutig unterscheiden können.

Zusammenfassung

Auch am Unterkiefer besteht die Möglichkeit, den Ost-Gorilla (*Gorilla beringei*) vom West-Gorilla (*Gorilla gorilla*) zu unterscheiden. Ersterer zeichnet sich vorwiegend durch größere absolute Dimensionen aus, die vielleicht mit der Verlängerung des Molarenbereiches im Zahnbogen (vgl. auch Gaumenlänge von Ost- und West-Gorilla) in Zusammenhang gebracht werden können. Auch metrischen Unterschieden werden einige morphologische Besonderheiten angeführt, so etwa die Lage und Tendenz zur Vervielfachung des Foramen mentale.

Innerhalb des westafrikanischen Gorillas ist eine erstaunliche individuelle Variabilität der Mandibel festzustellen, doch ergaben sich keine Anhaltspunkte für eine weitere Untergliederung der Gruppe. Von *Gorilla gorilla diebli* (MATSCHIE, 1904) lag nur eine Mandibel vor, die nicht aus der Variationsbreite der übrigen Westafrikaner herausfiel.

Auffallenderweise legten die untersuchten Ost-Gorillas von Anfang an eine Unterteilung des Materials in zwei unterschiedliche Gruppen nahe, die durch absolute Maße, relative Größenverhältnisse, einige signifikant verschiedenartige Korrelationen und durch weitere nicht meßbare morphologische Besonderheiten klar voneinander zu trennen sind. Die beiden Formen leben geographisch isoliert, die eine auf den Vulkanen der Birunga-Kette; wir bezeichnen sie als *Gorilla beringei beringei* (MATSCHIE, 1903), die andere im bewaldeten Hügelland westlich der Seen (Tanganjika-, Kivu- und Edward-See); wir nennen sie *Gorilla beringei graueri* (MATSCHIE 1914). Es bleibt natürlich abzuwarten, ob auch an anderen Körperteilen Unterschiede zwischen beiden Formen festgestellt werden können.

Summary

It proved possible to distinguish the eastgorilla (*Gorilla beringei*) from the westgorilla (*Gorilla gorilla*) by the mandible. *Gorilla beringei* mainly possesses larger absolute dimensions, which possibly are connected with the elongation of the molarregion in the dental arch (compare the lengthened palate). Besides metrical differences some morphological peculiarities are given, for instance the position of the foramen mentale and the tendency of *Gorilla beringei* to multiply this aperture.

Within the western gorillas there is a remarkable individual variability of the jaw, but I did not find any reason to subdivide this group. The only mandible of the supposed subspecies *Gorilla gorilla diehli* MATSCHIE 1904, I was able to study, did not deviate from the range of variation of the other west-gorillas.

On the other hand my material of eastern gorillas suggested a subdivision into two different groups. Both the groups deviate from each other by absolute measures, some proportions, some significant heterogeneous correlations and furthermore by some non-metrical morphological peculiarities. These two groups are living geographically isolated from each other. The form inhabiting the Birunga-volcanoes we call *Gorilla beringei beringei* MATSCHIE 1903. The second group living in the wooded hills west of the lakes (Tanganjika, Kivu and Edward) I name *Gorilla beringei graueri* MATSCHIE 1914. For further conclusions we have to wait for additional anatomical differences besides the noted ones of the mandible.

Résumé

La structure différente des mandibules permet de distinguer nettement le Gorille de l'ouest (*Gorilla gorilla*) du Gorille de l'est (*Gorilla beringei*). La mandibule du premier est de préférence plus grande, fait qui éventuellement est en relation avec la prolongation de la série des molaires (voir également la longueur du palatin chez les deux formes de Gorille). Abstraction faite des différences métriques l'auteur décrit quelques particularités morphologiques, telle que la position et la tendance à la multiplication du foramen mentale.

Dans le cadre du Gorille de l'ouest on constate une étonnante variabilité individuelle de la mandibule sans donner des arguments en faveur d'une nouvelle division taxonomique dans le cadre de ce groupe. De *Gorilla gorilla diehli* Matschie 1904 une seule mandibule a été examinée, mais elle tombe dans le cadre de la variabilité du *Gorilla gorilla*.

Il est frappant que le matériel du Gorille de l'est mène à une division en deux groupes sousordonnés, qui, par les mesures, les proportions relatives, les différentes corrélations significatives et d'autres spécialisations morphologiques non mesurables sont nettement à séparer. Les deux formes vivent géographiquement isolées: l'une se trouve sur les volcans de la Birunga-chaine: *G. beringei beringei* Matschie 1903; l'autre vit dans le district accidenté et boisé à l'ouest des lacs (Lac Tanganjika, Lac Kivu et Lac Edward): *G. beringei graueri* Matschie 1914. Il reste à voir si l'on peut constater également sur d'autres régions du corps des différences physiques entre les deux formes du gorille de l'est.

Literatur

- BLOWER, J. (1956): The mountain gorilla and its habitat in the Birunga volcanoes. *Oryx*, Bd. 3, Heft 6, 287-297. — COOLIDGE jr., H. J. (1929): A revision of the genus *Gorilla*. *Mem. of the Mus. of Compar. Zoology at Harvard College*, 50, 4, 291-381. — DERSCHIED, J.-M. (1927): Notes sur les Gorilles des volcans du Kivu (Parc National Albert). *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, 58, 149-159. — ELLIOT, D. G. (1913): A review of the primates. *Monograph Series, Am. Mus. of Nat. Hist.*, Vol. III, New York. — FIEDLER, W. (1956): Übersicht über das System der Primaten. In „*Primatologia*“, *Handbuch der Primatenkunde*, Bd. I, 1-266, Basel. — MATSCHIE, P. (1903): Ein Gorilla aus Deutsch-Ostafrika. *Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin* Nr. 6, 253-259. — MATSCHIE, P. (1904): Bemerkungen über die Gattung *Gorilla*. *Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin*, Nr. 3, 45-53. — MATSCHIE, P. (1905): Merkwürdige Gorillaschädel aus Kamerun. *Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin*, Nr. 10, 279-283. — MATSCHIE, P. (1914): Neue Affen aus Mittelafrrika. *Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin*, Nr. 7, 223-242. — ROTHSCHILD, W. (1908): Note on *Gorilla gorilla diehli* MATSCHIE. *Novitates Zoologicae*, 2, 391-392. — SCHÄFER, E. (1960): Über den Berggorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *Z. Tierpsychologie*, 17, 3, 376-381. — SCHULTZ, A. H. (1934): Some distinguishing characters of the mountain gorilla. *Jl. Mammal.*, 15, 1, 51-61. — SCHWARZ, E. (1927): Un gorille nouveau de la forêt de l'Ituri. *Rev. de Zool. Africaine*, 14, 3, 333-336. — SCHWARZ, E. (1928): Die Sammlung afrikanischer Affen im Congo-Museum. *Rev. de Zool. et de Bot. Africaines*, 16, 2, 105-152. — TOLDT, C. (1915): Über den vorderen Abschnitt des menschlichen Unterkiefers mit Rücksicht auf dessen anthropologische Bedeutung. *Mitt. Anthropol. Ges. Wien*, 35, N.F. 15, 236-267. — VOGEL, C. (1960): Variabilität und Formenentwicklung der Unterkiefer rezenter Anthropoiden. *Diss.*, Kiel 1960. — WEBER, E. (1956): *Grundriß der biologischen Statistik*. 2. Aufl., Jena 1956.

Anschrift des Verfassers: Dr. C. VOGEL, Kiel, Zoologisches Institut, Hegewischstraße 3